Essai de caractérisation des populations du Triton alpestre hellénique. II. Relations entre le Triton alpestre hellénique et la sous-espèce nominative

Michel BREUIL* & Georges Henri PARENT**

*Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France.
**Rue des Blindés, 37, 6700 Arlon, Belgique.

All the populations of the Alpine Newt in Greece are here referred to *Triturus alpestris veluchiensis* Wolterstorff, 1935, although one from the Smolikas Mountain, which appears to have a somewhat different pattern and contains an important proportion of pedogenetic animals, might deserve a special taxonomic status.

Accordingly, the presence of *Triturus alpestris alpestris* in Greece is not proved for the moment.

A neotype for *T. a. veluchiensis* is here chosen from the population of Veluchi Mountain.

The shortest distance between the southernmost population of *T. a. alpestris* in the Yugoslavian Macedonia (i.e. in the Mavrovo Mountain) and the northernmost one of *T. a. veluchiensis* is about 170 km.

All the colonies are situated in limestone mountains, presenting a karst morphology, except that from the Smolikas Mountain. It is shown that the geomorphological evolution has created the biotopes needed for the survival of the Alpine Newt in Greece; the latter could be a trogloxene animal.

The colonization of the biotopes that are now occupied by the Alpine Newt in Greece is recent and probably subsequent to the last (Würm) glaciation but the original uninterrupted area, at a lower altitude, is the consequence of an old invasion, which may have taken place at the lowest mountain level, all along the Pindus Mountain.

The glaciological and palynological data now available in a general way, and the geomorphological ones for the special problem of the presence of the Alpine newt in the Peloponnese, are still insufficient to date that invasion with certainty.

The eight places that have been discovered till now constitute certainly refuge-territories and *T. a. veluchiensis* may be considered as a relict, the survival of which must be taken care for each of these eight populations.

1. Remarques sur la morphologie du Triton alpestre hellénique

1.1. Les critères de différenciation basés sur la taille

Les auteurs qui avaient admis la validité de la sous-espèce *Triturus alpestris veluchiensis* affirmaient que ce taxon était de petite taille par rapport à *Triturus alpestris alpestris* (Dely, 1959, 1960; Freytag, 1935; Mertens & Müller, 1940; Mertens & Wermuth, 1960; Ondrias, 1968; Steward, 1969).

Devant le petit nombre d'exemplaires de *T. a. veluchiensis* présents dans les collections des différents musées, il y a lieu de s'interroger sur les bases sur lesquelles repose cette affirmation. Dans sa diagnose préliminaire, Wolterstorff (1934) n'évoque pas la taille des dix Tritons (5 mâles et 5 femelles) que Cyren lui avait fait parvenir. Sur 27 exemplaires mesurés, Wolterstorff (1935 a) note une amplitude de taille de 65-83 mm pour les mâles et de 80-95 mm pour les femelles. Une femelle mesurait 100 mm, et une telle taille lui parut exceptionnelle par rapport aux autres individus de la population. Freytag (1935 : 273) reprend les mesures des animaux de Wolterstorff. Sur les dix Tritons figurant dans son Tableau, on trouve quatre mâles et six femelles. Les mâles mesurent de 67 à 88 mm, les femelles de 84 à 96 mm. Le texte (p. 272) est en désaccord avec le Tableau: les mâles auraient une amplitude de 65 à 85 mm et les femelles de 75 à 110 mm. Cette discordance pourrait s'expliquer en partie par le fait que Wolterstorff garda des Tritons en aquarium pour les faire se reproduire et que les mensurations furent prises à un an d'intervalle.

Werner (1938) compare *T. a. veluchiensis* (terra typica) avec tout son matériel d'Autriche, dont le plus grand, sans doute une femelle, n'atteint que 100 mm, tout comme l'exemplaire le plus long des monts Veluchi qu'il a en sa possession. Les mâles du Parnasse mesurent entre 70 et 75 mm de long, les femelles entre 85 et 90 mm. S'appuyant sur ses mensurations, Werner rejette l'affirmation de Wolterstorff selon laquelle *T. a. veluchiensis* atteindrait une taille inférieure à celle de *T. a. alpestris*.

Les différentes données du Tableau qui fut publié dans la première partie de ce travail (Breuil & Parent, 1988) permettent de clarifier ce débat en intégrant la variabilité rencontrée chez le Triton alpestre hellénique, à l'exception des populations du mont Smolikas qui seront traitées plus loin.

Chez les mâles métamorphosés, les moyennes s'étendent de 72,26 (Dracolimni du Timfi) à 80,33 mm (Kerkétio). Chez les femelles, elles sont comprises entre 81,29 (Dracolimni du Timfi) et 96,57 mm (Kerkétio). Si l'on compare ces valeurs à celles obtenues par Breuil (1986) dans les Alpes françaises pour des populations ayant une amplitude altitudinale de 1540 m à 2250 m (mâles: 75,63-84,55 mm; femelles: 86,71-101,43 mm), on ne note pas de différences importantes pouvant s'expliquer par une différenciation génétique. Les différences observées résultent plutôt de contraintes écologiques (fig. 1). On notera que cette hypothèse ne peut pas rendre compte à elle seule des différences de tailles observées entre les Tritons des Alpes françaises et le Triton alpestre hellénique. Ainsi, une des populations, la plus grande que nous ayions étudiée (M.B.) dans les Alpes françaises, vit dans un lac oligotrophe situé à 2090 m d'altitude (moyenne des mâles: 84,08 mm; moyenne des femelles: 97,08 mm), alors que la population du Dracolimni du Timfi, qui vit également dans un lac oligotrophe d'altitude (Breuil & Parent, 1988 : § 2.2) est nettement plus petite (moyenne des mâles: 72,26 mm; moyenne des femelles 81,29 mm).

Cette dernière différenciation, sans doute de nature génétique, laisse entrevoir néanmoins le fait que le Triton alpestre hellénique pourrait avoir une durée maximale de vie plus courte que celle de *T. a. alpestris*, ce qui se traduirait par une taille moyenne plus petite.

Une étude récente de Smirina & Sofianidou (1985) réalisée sur la population du Dracolimni des monts Timfi va dans ce sens. Ces auteurs montrent que les Tritons métamorphosés et pédogénétiques ont une durée de vie maximale de 7 ans. Cet âge correspond chez *Triturus alpestris* des Alpes françaises à la deuxième année de la maturité sexuelle pour des

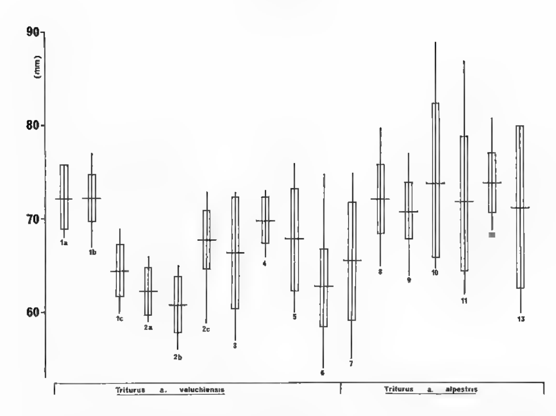


Fig. 1. – Moyenne des longueurs des mâles de différentes populations de *Triturus alpestris veluchiensis* et de *T. a. alpestris* des Alpes françaises (moyenne, écart-type, valeurs extrêmes).
T. a. veluchiensis (d'après BREUIL & PARENT, 1988) (voir aussi fig. 2) :
1a, Dracolimni, Smolikas, 2200 m, métamorphosés, n = 4 ; 1b, Dracolimni, Smolikas, 2200 m, pédogénétiques, n = 22 ; 1c, Micrilimni, Smolikas, 2200 m, métamorphosés, n – 13; 2a, Dracolimni, Timfi, 2050 m, métamorphosés, n = 31; 2b, Dracolimni, Timfi, 2050 m, pédogénétiques, n = 24 , 2c, Xerolimni, Timfi, 1750 m, métamorphosés, n = 35 ; 3, Zygos, 1750 m, métamorphosés, n = 9 , 4, Kerkétio, 1280 m, métamorphosés, n = 5 ; 5, Veluchi, 1870 m, métamorphosés, n = 8; 6, Oeta, 1700 m, métamorphosés, n = 78.
T. a. alpestris (d'après BREUIL, 1986) :
7, Mare 5 d'Ancelle, 1560 m, n = 160 ; 8, Mare du Basset, 2250 m, n – 39 ; Lac Lautier, 2250 m, n = 74 ; 10, Lac de Pétarel, 2090 m, n = 97 ; 11, Lac de Prêlles, 2216 m, n 187 ; 12, Mare 4 d'Ancelle, 1525 m, n – 33 ; 13, Lac de la Cabane, 1995 m, n – 105. (Tous métamorphosés sauf station 13 : individus pédogénétiques).

animaux vivant dans des conditions écologiques comparables qui atteignent un âge d'une dizaine d'années (BREUIL, 1986).

Deux facteurs pourraient intervenir. D'une part la taille maximale que peut atteindre le Triton alpestre hellénique serait de 85 mm pour les mâles et de 106 pour les femelles, alors que nous avons mesuré à Kapetanovo Jezero, en Yougoslavie, un mâle de 102 mm et une femelle de 122 mm. Dans les Alpes françaises, le mâle le plus long atteignait 99 mm et la femelle la plus longue, 116 mm. D'autre part la maturité sexuelle est atteinte, chez le Triton alpestre hellénique mâle, pour une taille de 72 à 74 mm.

1.2. Les critères de différenciation basés sur la coloration ou sur d'autres caractères

La coloration des Tritons alpestres des monts Veluchi a été le critère déterminant de la séparation du Triton alpestre hellénique de *T. a. alpestris*. En effet, sur les cinq femelles que Wolterstorff avait en sa possession (1934), une présentait à la limite du ventre une bande latérale bleue aussi prononcée que chez les mâles. Cette marque distinctive a eu une importance considérable dans la description de cette nouvelle sous-espèce. Wolterstorff (1935 a) précisa sa diagnose: les mâles étaient bleu clair et les femelles de teinte olive plus ou moins marbrée de brunâtre. Des taches foncées pouvaient s'étendre sur la gorge et les flancs.

Nous avons déjà signalé que Werner (1938) n'arriva pas à distinguer les Tritons helléniques sur la base de leur taille réduite. Il ne put non plus les discriminer ni d'après la bande latérale bleue qui existe également chez les *Triturus alpestris* des environs de Vienne, ni d'après la présence de petites taches sur la gorge et le ventre, puisque 25 à 33 % de son matériel présentait des marques analogues. A son grand regret, il rejeta la réalité de *T. a. graeca*, ignorant la rectification qui avait été faite par Wolterstorff (1935 b).

Plus tard, Wolterstorff (1939) publia des résultats fragmentaires sur la descendance des Tritons des monts Veluchi. La femelle à la bande bleue donna naissance à des Tritons qui, en grandissant, exhibèrent la bande latérale bleue chez les femelles, ainsi que des taches sur la face ventrale, ce qui témoignerait de la stabilité de ces caractères. On peut cependant s'interroger sur la valeur de ce critère comme élément discriminatif, car il pourrait s'agir simplement d'un mutant encore fort peu répandu dans la population.

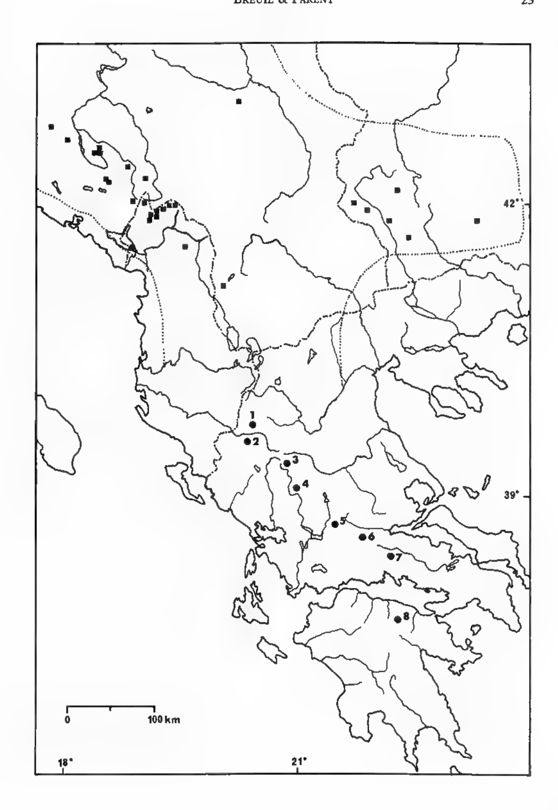
Ernst (1952 : 468), comparant la fréquence de la présence de bande chez des *T. a. alpestris* de Suisse, des *T. a. apuanus* et des *T. a. veluchiensis*, rejette la valeur diagnostique de cette bande, de même que de la présence des taches sur la face ventrale.

Dès 1934, Wolterstorff avait signalé la tête plus étroite du Triton alpestre hellénique par rapport à celle de *T. a. alpestris*. Les données présentées (Wolterstorff, 1935a; Freytag, 1935) ne sont pas très convaincantes. Il suffit de rappeler que comme *T. a. veluchiensis* est de dimension plus modeste, la largeur de la tête est, en valeurs absolue et relative, plus faible que celle mesurée ou calculée chez des Tritons alpestres de taille plus importante.

Les conclusions divergentes des différents auteurs s'expliquent aisément pour trois raisons très simples:

(1) l'absence de la connaissance des variabilités intrapopulationnelle et interpopulationnelle du Triton alpestre hellénique;

Fig. 2. – Grandes lignes de la répartition du Triton alpestre dans la péninsule Balkanique. Le pointillé correspond à la limite d'aire admise par Thorn (1969). Les numéros pour les stations helléniques correspondent à ceux employés dans la première partie de ce travail (Breuil & Parent, 1988). Les stations de Bulgarie sont reprises d'après Buresch & Zonkov (1941), celles d'Albanie d'après Kopstein & Wettstein (1920), celles de Yougoslavie d'après Breuil & Guillaume (1985) et d'après des données inédites.


1
2
3
4
5
6
7
8
42°
39°
0
100 km
18°
21°

(2) un manque de connaissance des variations intra- et interpopulationnelle de *T. a. alpestris*;

(3) l'influence du milieu sur la taille des individus.

1.3. Diagnose

A l'exception des populations du Smolikas, on note une assez bonne homogénéité des "patterns" de coloration des Tritons de ces différentes populations. Nous donnons ci-dessous une brève diagnose de *T. a. veluchiensis*, qui intègre les variabilités intra- et interpopulationnelle. Pour la diagnose des Tritons du mont Smolikas on se reportera à la première partie de ce travail (Breuil & Parent, 1988 : § 2.1.1).

Chez les mâles, en parure nuptiale, la coloration dorsale est généralement bleu clair, parfois bleu acier, jamais bleu foncé. La crête jaunâtre est assez élevée (jusqu'à 2,5 mm). On peut observer sur le corps la présence de petits filets fins qui forment un léger treillis brunâtre. En aucun cas les individus ne sont marbrés en bleu et noir comme chez *T. a. alpestris*. Le ventre est orange à rouge vermillon. La bande latérale supérieure est blanche à jaune; l'inférieure bleue à bleu argenté. Ces bandes sont parfois maculées de taches brunâtres à noires, qui peuvent s'étendre sur les colorations ventrale et gulaire.

Chez les femelles, au moment de la reproduction, la coloration dorsale est verdâtre ou olivâtre, avec des marbrures brunes qui rappellent parfois *Triturus marmoratus*. On n'observe pas de coloration dorsale à base de marbrures bleues comme chez *T. a. alpestris*. La bande latérale bleue est le plus souvent absente chez la forme hellénique. A l'inverse de ce que pensait Wolterstorff, elle est plus fréquente chez *T. a. alpestris* que chez *T. a. veluchiensis* où nous ne l'avons observée qu'exceptionnellement. De plus, elle n'est pas aussi développée que chez les mâles. En revanche, celle-ci est remplacée par une série de macules brunes, disposées sur un à trois niveaux, faisant la transition entre les colorations dorsale et ventrale orange à vermillon sur lesquelles elles peuvent empiéter.

En dehors de ces "patterns" de coloration, le Triton alpestre hellénique s'éloigne de *T. a. alpestris* par une taille moyenne inférieure. Cependant, ce critère, à lui seul, n'est pas suffisant pour distinguer ces deux sous-espèces (fig. 1).

L'étude des populations du Triton alpestre hellénique nous conduit donc à conclure à la réalité d'une différenciation de ces populations par rapport à la sous-espèce nominative.

1.4. Le problème du type

Wolterstorff (1935 a) choisit pour type de *Triturus alpestris graeca* une femelle mesurant 93 mm de son vivant possédant la bande latérale bleue, qu'il enregistra sous le numéro 1 dans le catalogue N° 36 b/1 du Museum für Natur- und Heimatkunde de Magdebourg. Freytag (1935) confirme ces faits. Dely (1959) cite le type au Musée de Magdebourg, colportant ainsi une information ancienne. Wolterstorff (1935 a) désigna également un paratype pour ce taxon. L'animal choisi était un juvénile provenant d'une ponte du 7 juin 1934 de parents envoyés par Cyren. Il mesurait 51 mm de long quand il fut mis en collec-

tion le 21 novembre 1934 sous le numéro 26 du cataloque 36 b/2. FREYTAG (1935) donne dans un Tableau les dimensions de 10 *Triturus alpestris veluchiensis* dont trois sont désignés par un numéro de catalogue 36 b/1; la femelle de 92 mm pourrait correspondre à l'individu désigné comme type par WOLTERSTORFF. La différence de taille de un millimètre pourrait traduire la diminution de taille provoquée par le fixateur. Malheureusement la ville de Magdebourg a été bombardée pendant la Deuxième Guerre Mondiale et le Musée n'a pas été épargné. FREYTAG (in litt. PARENT, 1969) précise ces informations: "... die gesamte herpetologische Sammlung des Magdeburger Museum im Zuge von Kriegshandlungen vollständig verbrannt ist. Präparate sind nicht mehr vorhanden. Auch die gesamten Kataloge wurden vernichtet". FREYTAG (1948a et 1948b) et BISCHOFF (1971) précisent que le matériel type complet des taxons d'Urodèles décrits par WOLTERSTORFF a été détruit mais que quelques flûtes ont été épargnées et ont servi de base à la nouvelle collection d'Amphibiens et Reptiles du Musée de Magdebourg. Parmi ce matériel BISCHOFF (1977) signale la découverte d'un spécimen de *Triturus vulgaris schreiberi* qui appartenait à l'échantillon à partir duquel WOLTERSTORFF (1914) décrivit cette nouvelle sous-espèce. En l'absence d'holotype et comme tous les syntypes à l'exception de celui-là ont disparu, ce rescapé a été désigné comme lectotype par BISCHOFF (1977). On peut alors penser que si BISCHOFF avait trouvé des *Triturus alpestris veluchiensis* de WOLTERSTORFF, il l'aurait publié comme il l'a fait pour *T. v. schreiberi*.

Historiquement ce seraient donc des Tritons trouvés au mont Parnasse qui devraient être pris pour types puisque c'est de cette localité que proviennent les premiers Tritons alpestres helléniques (BOETTGER, 1888 et BOETTGER & PECHUEL-LOESCHE, 1892). Ces exemplaires historiques ont été déposés au Musée de Berlin (BREUIL & PARENT, 1988). Il y avait des collections à Berlin, Vienne et Athènes mais comme on ne connaît pas la localisation des lieux de récolte avec précision et qu'il n'y a plus apparemment eu de collecte dûment enregistrée depuis plus d'un siècle, il apparaît souhaitable de désigner un nouveau type parmi le matériel récent provenant des monts Veluchi. Notons au passage que nous avons pu examiner au Laboratoire de l'Université de Patras quelques spécimens de *Triturus alpestris* ssp. provenant des monts Timfi.

La désignation d'un néotype apparaît d'autant plus nécessaire compte tenu du peu de valeur des descriptions anciennes. Le néotype est donc un mâle collecté dans la doline du mont Veluchi (1870 m) le 12 juillet 1982 par Michel BREUIL. Il est enregistré dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle sous le numéro MNHN 1985.472.

Le néotype (mâle) est en robe nuptiale. Sa coloration dorsale d'origine était bleu acier, sans dessin, sa coloration ventrale était orange vif, sans taches. La bande latérale supérieure est parsemée de petites macules sombres réparties sur deux rangées. Ces macules sont plus prononcées sur le côté gauche que sur le côté droit de l'animal.

Ses principales mensurations sont: longueur totale: 78,5 mm; longueur du corps: 42,5 mm; longueur de la queue: 36 mm; longueur du tronc: 19,4 mm; longueur de la tête: 9,6 mm; largeur de la tête: 8,1 mm.

WOLTERSTORFF (1934) a nommé sa nouvelle sous-espèce *Triturus alpestris graeca*. Comme deux sous-espèces ne peuvent porter un nom identique à l'intérieur du même genre, Robert MERTENS écrivit à WOLTERSTORFF pour lui signaler que *graeca* ne pouvait être utilisé car il était déja réservé pour *Triturus vulgaris graecus*. A la suite de son étude plus complète confirmant la validité de sa nouvelle sous-espèce (WOLTERSTORFF, 1935 a), WOLTERSTORFF (1935 b) propose de remplacer *T. a. graeca* par le nomen novum *Triturus alpestris veluchiensis*.

1.5. Les Tritons alpestres du mont Smolikas

Les populations du mont Smolikas posent un problème particulier que nous n'avons pu encore résoudre. Nous avons vu l'étonnante différenciation morphologique qui isole ces populations de toutes les autres (Breuil & Parent, 1988). Plusieurs interprétations peuvent être provisoirement proposées.

(1) La nature géologique du massif du Smolikas, essentiellement constitué de serpentine et d'ophiolite, entraîne peut-être une modification des équilibres ioniques, qui pourrait influencer le développement et la croissance des individus, ce qui expliquerait leur allure peu commune.

(2) Les Tritons alpestres du Smolikas peuvent avoir été isolés des aires de *T. a. alpestris* et de *T. a. veluchiensis*, et de ce fait par des phénomènes de fondation et de dérive génique, s'être individualisés par rapport aux autres populations, alors que les différentes populations de *T. a. veluchiensis* continuaient à échanger des gènes à des altitudes plus basses (voir § 2).

Les aberrations touchant les yeux (endophtalmie et exophtalmie) que nous avons mises en évidence au mont Smolikas, même chez des individus normalement métamorphosés, sont peut-être la conséquence d'un isolement ancien.

(3) Les Tritons du Smolikas vivraient dans un milieu où la mortalité serait plus faible et, de ce fait, ils pourraient atteindre un âge plus élevé, donc une taille plus importante. Cette interprétation nous paraît peu probable, car les distributions des tailles des populations ne diffèrent pas uniquement pour les individus âgés.

Rappelons à ce propos que *T. a. reiseri* se trouve localisé en Bosnie-Herzégovine dans un massif cristallin considéré comme une aire refuge par Bolkay (1919) et que ce taxon est un des plus typés morphologiquement.

Compte tenu des différences importantes qui existent entre les populations du Smolikas et celles de la chaîne du Pinde, nous hésitons à rattacher pour le moment les Tritons de ce massif à *T. a. veluchiensis*. Une étude génétique, en cours de réalisation, nous permettra de voir si cette différenciation morphologique résulte principalement d'un effet de milieu ou d'une divergence génétique accusée.

Il est surprenant d'observer dans ce même lac (le Dracolimni du Smolikas) quelques rares individus à robe bleu ciel, comparables à ceux des Timfi, en compagnie d'animaux métamorphosés du type propre à ceux des Timfi (Breuil & Parent, 1988 : §2.1.1), sans que l'on ait pu mettre en évidence des individus présentant des phénotypes intermédiaires. Toutefois, au Micrilimni, certains individus paraissent être intermédiaires entre les deux morphes. Ces constatations rappellent celles faites par Wolterstorff & Radovanović (1938) sur *T. a. alpestris* et *T. a. reiseri*.

Le massif du Smolikas est réputé pour sa flore, qui contient plusieurs taxons endémiques. Dans l'état actuel de nos connaissances de la flore grecque, il est impossible d'être exhaustif, mais on peut reconnaître un petit nombre de types de répartition, en donnant des exemples pour chacun d'entre eux. La nomenclature adoptée ici est celle de la flore d'A. Strid (1986, vol. I seul paru actuellement) et pour les autres familles, celle de *Flora Europaea* (Tuttin et al., 1964 – 1980). Les noms d'auteurs ne sont cités que lorsque le taxon ne figure pas dans ces deux flores.

(1) On rencontre dans le massif du Smolikas de nombreuses espèces liées à la serpentine (serpentinophytes au sens strict), dont l'aire peut recouvrir quelques autres massifs du nord du Pinde (surtout le Lyngos) et des montagnes du "Nord Centre Grèce" (surtout le Vourinos, où existent plusieurs endémiques strictes, c'est-à-dire n'existant que dans ce massif). On peut citer comme exemples: *Alyssum heldreichii, Bornmuellera baldaccii* subsp. *rechingeri, B. tymphaea, Cerastium vourinense, Peucedanum stridii, Silene pindicola, Soldanella pindicola, Thlaspi epirotum.*

(2) D'autres serpentinophytes ont une aire déjà beaucoup plus vaste que celles de la rubrique précédente et ils ne peuvent plus être considérés comme des endémiques de la serpentine du nord de la Grèce. C'est le cas par exemple de *Arenaria conferta* subsp. *serpentini, Bornmuellera baldaccii, Cardamine plumieri, Leptoplax* (=*Peltaria*) *emarginata, Minuartia baldaccii, Thlaspi tymphaeum, Viola albanica* (=*Viola magellensis* sensu *Flora Europaea*).

(3) Certaines espèces ne sont connues en Grèce que du Smolikas, mais elles ont été signalées autrefois de la partie la plus proche de l'Albanie et certaines existent aussi dans le sud de la Yougoslavie. C'est le cas par exemple d'*Alyssum smolikanum, Campanula hawkinsiana, Dianthus haematocalyx* subsp. *pindicola, Fumana bonapartei, Viola dukadjinica.* Le concept d'endémisme s'applique à cette catégorie, car l'aire de répartition reste assez restreinte.

(4) Certaines espèces ont une aire apparemment limitée au nord de la Grèce, mais leur rang taxonomique reste actuellement incertain. C'est le cas par exemple d'*Osnoma halacsyi.*

(5) On trouve au Smolikas des espèces totalement disjointes de leur aire principale. *Veronica bornmuelleri,* dont la station du Smolikas est la seule actuellement connue pour toute l'Europe, se trouve à un millier de kilomètres de là, en Anatolie (Hartvig, 1979b).

(6) Il faut citer à part certaines endémiques, dont le rang taxonomique est encore incertain. De plus ces plantes pourraient bien, un jour, être découvertes dans d'autres massifs de serpentine du nord de la Grèce, ou encore en Albanie. Rentrent dans cette catégorie les taxons suivants: *Alyssum montanum* subsp. *scardicum* var.? (non encore désignée: cf. Strid, 1986 : 291), *Armeria maritima* subsp. *smolikiana* (Babalonas, 1984), *Aubrieta glabrescens* (taxon désigné par Phitos, 1970, sous le nom d'*A. gracilis* subsp. *sardica* var. *degeniana*), *Cerastium smolikianum* (Hartvig, 1979a).

Il existe probablement des taxons endémiques, de rang infraspécifique, qui sont liés à l'ensemble du massif du Smolikas, c'est-à-dire à la crête de serpentine qui s'étend vers le sud-est jusqu'au Vassilitsa.

Ces remarques botaniques ne sont pas superflues. Elle prouvent que le Smolikas est une montagne singulière qui a pu jouer un rôle de territoire refuge pendant les glaciations quaternaires. Considérer le Triton alpestre du Smolikas comme un taxon micro-endémique constitue, selon nous, une hypothèse de travail qui se justifie.

2. Remarques sur la répartition du Triton alpestre hellénique

(1) La station la plus septentrionale du Triton alpestre hellénique, celle du Smolikas, se trouve fort éloignée de la station la plus méridionale actuellement connue par nous de la race nominative du Triton alpestre (voir fig. 2).

Dans le sud de la Yougoslavie, au relief karstique, le Triton alpestre est abondant dans le Monténégro. Trois populations pédogénétiques y ont été décrites comme sous-espèces (RADOVANOVIĆ, 1951, 1961). Elles ont été mises en synonymie avec la sous-espèce nominative, suite à une étude du polymorphisme enzymatique (BREUIL & GUILLAUME, 1985).

Dans le karst du Monténégro, en particulier dans le massif du Durmitor et dans le Parc National de Biogradsko, les points d'eau restent nombreux et les échanges génétiques entre les populations doivent être certainement suffisants pour empêcher une différenciation locale.

En Macédoine yougoslave, le Triton alpestre se rencontre en altitude; nous l'avons personnellement observé vers 1700 m d'altitude dans le Parc National du Mavrovo.

En Albanie, KOPSTEIN & WETTSTEIN (1920 : 411) citent 8 localités. Comme elles sont difficiles à localiser, les précisions suivantes ne sont sans doute pas inutiles.

(a) Quatre d'entre elles se trouvent dans le massif du Korab et, pour deux d'entre elles, on connaît l'altitude: 2000 et 2400 m. FEJÉRVÁRY (1922) cite lui une station au Korab entre 1800 et 2200 m. Le mont Korab est, avec ses 2693 m, le plus haut sommet de toute l'Albanie. Ces stations se trouvent à environ 120 km à vol d'oiseau de celle du Mavrovo, vers le nord-ouest.

(b) Trois autres stations (les 4e, 5e et 7e dans la liste de KOPSTEIN & WETTSTEIN, 1920) se trouvent à l'extrême nord de l'Albanie, dans le massif de la Prokletije, qui forme la frontière. Ces stations se situent un peu au sud du col de Cakor, dans le Monténégro yougoslave et à environ 50 km à vol d'oiseau du Parc National de Biogradsko (vers le sud-ouest), où existe *T. a. alpestris*. Le hameau de Vermosa (=Vermosh) est le plus septentrional de toute l'Albanie; il est situé au pied du mont Grabom (1964 m). Le massif de Jezerce constitue la partie centrale de ces "Alpes d'Albanie" (JONUZI, 1958 : 200, 204).

(c) La sixième station citée, celle de Çafa Malit (=Qafe Malit), correspond à un col qui se trouve à 50 km à l'est de Skudari (=Shroder) (JONUZI, 1958 : 210).

Sur la carte publiée par BURESCH & ZONKOV (1941 : 203), deux stations sont indiquées pour l'Albanie: elles correspondent aux stations du Mont Korab et à la station de Çafa Malit.

Entre le Mavrovo, où nous situons la limite méridionale de *T. a. alpestris* dans l'état actuel de nos connaissances, et les deux massifs du Smolikas et du Timfi, limite septentrionale de l'aire de *T. a. veluchiensis*, il y a environ 170 km à vol d'oiseau.

Signalons que les Tritons alpestres d'Albanie se caractérisent par une taille importante, mais aussi par une coloration très foncée pouvant devenir noire chez les mâles (KOPSTEIN & WETTSTEIN, 1920; FEJÉRVÁRY, 1922). De ce fait, ils s'éloignent de la forme hellénique. Ceci plaide évidemment en faveur de la réalité de la disjonction d'aire, ayant entraîné une évolution génétique indépendante.

Cette disjonction d'aire d'une part, le petit nombre de stations de Triton alpestre en Grèce d'autre part, traduisent-ils la réalité des faits ou bien résultent-ils d'un manque de prospection? Selon nous, il s'agit bien du reflet de la réalité dans les deux cas. En effet, la plupart des massifs montagneux de la Grèce continentale furent prospectés par l'un ou l'autre des deux auteurs, de manière indépendante, entre 1980 et 1984, dans le cadre de recherches à la fois botaniques et zoologiques. Seules les montagnes de Thrace (le Rhodope sensu stricto), le mont Athos et quelques montagnes dans le centre de la chaîne du Pinde, inaccessibles en

raison de l'état des pistes ou des conditions météorologiques (mont Hatzi-zone ouest, mont Karkaditsa-zone nord, mont Tzoumera-zone nord, monts Lakmos, mont Mitsikeli), n'ont pas été parcourus.

Nous n'affirmons pas avoir découvert toutes les stations du Triton alpestre en Grèce, car certaines colonies peuvent passer facilement inaperçues (cf. 3.3), mais nous pensons que la carte que nous avons publiée (BREUIL & PARENT, 1988 : 134) doit être proche de la réalité.

(2) Une des principales caractéristiques de la répartition du Triton alpestre en Grèce réside dans sa localisation dans les massifs montagneux; la station la plus basse se trouve à 1280 m d'altitude, la plus haute à 2200 m.

Sa présence dans le nord-est du Péloponnèse est particulièrement intéressante.

Si cette station qui se trouve au sud du 38ᵉ parallèle a de quoi surprendre, il y a lieu de rappeler que le Triton alpestre a été autrefois récolté dans le centre de l'Espagne (cf. BREUIL et al., 1984), et qu'il vient d'y être retrouvé (GARCIA-PARIS & MARTIN, 1986). Il a été découvert récemment par DUBOIS, en Calabre au sud du 40ᵉ parallèle (DUBOIS & BREUIL, 1983; DUBOIS, 1983). Toutes les populations helléniques recensées, à l'exception de celle du Smolikas, se localisent au sud de cette ligne.

Il y a lieu de s'interroger sur cette distribution. On admet en général que les évènements glaciaires ont eu pour effet de séparer les populations d'Urodèles (entre autres) de part et d'autre de l'arc alpin amenant à la formation de paires d'espèces (STEINER, 1950). Un tel modèle, valable dans ses grandes lignes, est un peu trop caricatural. Le problème doit être abordé de manière plus nuancée comme ARNTZEN l'a montré dans le cas des *Bombina* (1978).

L'hypothèse d'un repli complet des faunes dans des refuges sud-européens ne repose pas sur des preuves bien établies, ni sur une argumentation solide.

Le maintien régional de certaines populations à la faveur de microclimats locaux a déjà été suggéré pour le Triton alpestre par BOLKAY (1919), qui considérait que *T. a. reiseri* constituait la forme anté-glaciaire de *T. alpestris*, maintenue en place sur le mont Vranica en Bosnie-Herzégovine, tandis que la présence de la forme nominative résulterait d'une recolonisation post-glaciaire (WOLTERSTORFF & RADOVANOVIĆ, 1938).

A l'exception des populations du mont Smolikas, très différenciées morphologiquement, on note une bonne homogénéité morphologique des autres populations. La colonisation des milieux d'altitude de Grèce pourrait avoir été un phénomène récent, ce qui ne veut nullement dire que l'établissement de l'aire continue à l'étage montagnard inférieur ou à l'étage collinéen (ou éventuellement planitiaire ?) l'ait été.

La répartition actuelle du Triton alpestre hellénique le long d'un seul axe montagnard plaiderait en faveur d'une aire continue ancienne dans l'étage montagnard inférieur. Ce ne serait que dans la zone de l'isthme de Corinthe qu'elle aurait dû descendre à des altitudes plus faibles pour gagner le Péloponnèse... sauf si un autre itinéraire s'était offert, ce que nous examinerons plus loin.

3. Quelques remarques écologiques et éthologiques

(1) La reproduction des populations helléniques du Triton alpestre débute fin juin, début juillet, alors que dans les Alpes françaises, pour des altitudes comparables, elle commence environ trois à quatre semaines plus tard. Ce décalage s'explique relativement bien par une fonte des neiges plus tardive dans les régions septentrionales. Cependant dans les montagnes de Grèce, la température de l'eau n'est jamais très élevée et elle correspond à celle que l'on peut mesurer dans les Alpes françaises.

(2) Au moment de la reproduction, les sex-ratios dans les populations se métamorphosant normalement sont équilibrées et comparables à celles que nous avons calculées dans les Alpes françaises (Breuil, 1986). En revanche, dans les populations pédogénétiques, les femelles sont proportionnellement plus abondantes, ce qui est conforme à ce que nous avons observé partout en Europe (Breuil & Thuot, 1983). Les sex-ratios déséquilibrées que nous avons rencontrées correspondent à des fréquentations différentes des différentes zones d'un même point d'eau (au mont Oeta par exemple). Considérées pour l'ensemble de la mare, elles restent voisines de l'unité. Dans certains cas, ces déséquilibres de la sex-ratio semblent résulter d'un départ différentiel des mâles et des femelles vers le milieu terrestre.

Les femelles déposent leur ponte sur les substrats les plus divers. Les plantes aquatiques restent le substrat le plus classique, mais dans les milieux qui en sont dépourvus, elles ont tendance à enfouir leurs oeufs dans la vase ou bien à agglutiner autour d'eux de nombreux débris organiques ou minéraux et de les déposer ainsi directement sur le fond.

(3) Certaines populations semblent séjourner très longtemps à l'eau, au moins jusqu'au 15 août. A cette époque nous trouvons encore des Tritons dans le milieu aquatique au Mavrovo, en Macédoine yougoslave, mais au Durmitor (Monténégro), toute la population a déjà quitté les lacs et les mares.

Dans certaines populations, les Tritons adultes demeurent dans l'eau toute la saison. Ceci se manifeste particulièrement dans les nappes d'eau permanente (les deux Dracolimni, la doline du Veluchi, le point d'eau du Kyllini). Les individus non reproducteurs sont, quant à eux, dans le domaine terrestre, où on ne les observe qu'exceptionnellement.

Le départ des adultes vers le milieu terrestre a lieu principalement quand le milieu aquatique est sujet à de grandes variations. Nous croyons que ce départ est déclenché par l'augmentation de la concentration ionique suite à l'évaporation (Breuil, 1986).

Enfin, le fait que les larves hibernent est connu depuis longtemps (Wolterstorff, 1935a).

(4) La néoténie a été constatée dans les deux Dracolimni (Timfi et Smolikas), dans le marais du Timfi (Xerolimni) et, dans une moindre proportion, dans la doline du Veluchi.

On se rappellera que le marais du Timfi est un milieu temporaire dans lequel de grands exemplaires de Tritons pédogénétiques furent rencontrés. En captivité, ces animaux pédogénétiques n'hésitent pas à quitter le milieu aquatique pour se réfugier dans les zones obscures et humides de leur terrarium.

Les causes de la néoténie sont encore obscures. Pour une discussion de ces problèmes, on se reportera à Breuil & Thuot (1983), Breuil & Guillaume (1985) et Breuil (1986).

(5) Les Tritons alpestres helléniques ne se montrent pas avec la même fréquence au cours de la journée.

Dans les mares profondes, Dracolimni du Smolikas et du Timfi, doline du Veluchi, la fréquence des observations en surface et dans les zones littorales est nettement plus élevée par ciel couvert ou en fin de journée. Des observations comparables furent faites en Yougoslavie, au lac Bukumir, et en France, au lac de la Cabane (BREUIL & THUOT, 1983).

Au mont Kyllini, l'un des auteurs (G.H.P) ne trouve aucun Triton à 8 heures du matin, alors que le site est soigneusement examiné. Ce sera son épouse qui découvrira les Tritons vers 11 heures du matin. En fin de journée, leur observation devient aisée.

(6) L'une des particularités éthologiques la plus intéressante du Triton alpestre hellénique est la perte du pouvoir de colonisation sur laquelle il faut particulièrement insister.

- Au Smolikas, existe un petit lac dans le grand cirque du versant nord-est. Aucun Triton n'a pu y être observé. De même, sur le versant sud, le ruisseau dont les sources se trouvent peu éloignées du col proche du Dracolimni, et qui est bordé plus en aval par des pozzines et même par des flaques d'eau stagnante, ne contient non plus aucun Triton.

- Au Veluchi, à faible distance de la doline inondée et à peu près à la même altitude (vers 1850 m), à 400 m d'un côté et à 600 m de l'autre, suintent des sources qui ont été aménagées en abreuvoirs. Un grand trou d'eau claire de près de 2 mètres de profondeur existe aussi près de l'un d'eux. Plus bas, cette fois vers 1500 m d'altitude, sur le versant nord de la montagne, les zones de suintements sont nombreuses. Nulle part, le Triton alpestre n'a pu être découvert.

- Au Kyllini, les Tritons alpestres furent trouvés dans un seul suintement, alors qu'il y en a plusieurs sur ce plateau à 1600 m d'altitude. De plus, en tête du ravin qui sépare le Grand du Petit Kyllini, se trouve une vaste cuvette plane où les bergers ont installé un camp d'été et l'eau y est abondante et très froide. Aucun Triton n'y fut découvert, alors que ce biotope leur conviendrait infiniment mieux, du point de vue écologique, que le site étonnamment xérique où ils furent découverts.

- Pour l'Oeta, on se réfèrera à la description des deux biotopes (BREUIL & PARENT, 1988 : § 2.6). Il y a dans ce massif de nombreux suintements et même des sources au pied du cirque formé par les monts Ftérotos-Pyra-Pyrgos, et de plus, on trouve en contrebas, dans la forêt d'*Abies cephalonica* vers 1700 – 1800 m par exemple, de nombreuses flaques d'eau stagnante au bord des petits torrents. Nulle part, le Triton alpestre n'a pu être découvert.

- Au mont Gamila-Timfi, l'eau du marais de Xerolimni s'échauffe extraordinairement en plein été. Par contre, dans la partie supérieure de la gorge de l'Aoos et dans le ravin du Vicou, qui bordent ce massif, on trouve une eau presque glacée, mais le Triton alpestre manque.

- Dans la forêt de Pertoulios, il fut trouvé dans un seul ruisseau, alors qu'il y en a plusieurs dans cette forêt.

Ces quelques exemples démontrent que l'écologie est insuffisante pour rendre compte de la répartition actuelle du Triton alpestre hellénique. Tout se passe comme s'il était confiné aux biotopes où nous l'avons découvert. Incapable de s'en éloigner, il ne lui est plus possible de coloniser des sites proches qui parfois lui conviendraient mieux que ceux qu'il occupe.

La répartition actuelle du Triton alprestre hellénique est dictée avant tout par des paramètres historiques.

La disparition de l'erratisme, la perte du pouvoir concurrentiel, l'incapacité de colo-

niser des sites écologiquement appropriés, sont des caractéristiques de populations relictuelles issues d'un petit nombre d'individus.

Le parallèle avec la situation réalisée en Calabre par *T. a. inexpectatus* doit être fait. Nous trouvons en effet des conditions climatiques fort analogues à celles observées en Grèce, en particulier la rigueur de l'hiver et la sécheresse estivale, mais aussi des caractéristiques comparables pour les populations de Triton alpestre, notamment le confinement dans des sites très localisés, le petit nombre d'individus de certaines colonies (Dubois, 1983).

4. Les relations avec la géomorphologie

Le fait le plus remarquable est que 7 des 8 stations du Triton alpestre hellénique sont associées à des sites se trouvant dans des montagnes calcaires présentant une morphologie karstique souvent très remarquable: avens très profonds de l'Astraka dans le massif du Timfi, trous à neige et dolines profondes du mont Parnasse et du mont Kerkétio, résurgences froides au Timfi, à l'Oeta, au Kerkétio, au Kyllini, doline inondée et profonde au Veluchi, grotte ou cavité souterraine au Timfi, à l'Oeta, au Kyllini; hauts plateaux au Timfi, à l'Oeta, au Kyllini, etc...

La station du Smolikas fait exception; elle est située sur serpentine, mais nous avons déjà signalé la présence ici de pseudo-dolines qui mériteraient d'être étudiées.

Nous pensons que cette relation avec le karst n'est pas une coïncidence fortuite mais qu'il s'agit d'un fait significatif, la morphologie karstique ayant réalisé les conditions écologiques favorables et sans doute indispensables à la survie des Tritons alpestres.

On peut tout aussi légitimement se demander si cette sous-espèce n'est pas actuellement, ou n'a pas été à un certain moment de son histoire, une trogloxène, tout comme *Salamandra salamandra* et *Pelodytes punctatus.*

En Wallonie, le Triton alpestre est, des quatre espèces de Tritons présentes, celle que l'on observe le plus souvent sous terre (Goffin & Parent, 1982 : 33).

Le caractère lucifuge des Tritons alpestres, récemment mis en évidence sur plusieurs populations (Breuil & Thuot, 1983), la recherche d'eaux très froides, le fait que les animaux puissent se passer de support végétal pour fixer leur ponte, leur aptitude à réaliser la néoténie, le fait d'animaux recherchant une humidité atmosphérique et enfin qu'ils se nourrissent en fouissant la vase constituent des particularités favorables à la colonisation du milieu souterrain, en somme des préadaptations.

Dans plusieurs cas, le biotope se localisait sur un haut plateau: au Timfi, pour le Xerolimni, vers 1750 m d'altitude, au Veluchi vers 1850 m d'altitude, à l'Oeta vers 1500 – 1700 m d'altitude, au Kyllini à 1600 m d'altitude, au Parnasse peut-être aussi?

Il s'agit là d'une manifestation géomorphologique extrêmement fréquente dans les montagnes calcaires de Grèce, que nous avons par exemple rencontrée dans les massifs suivants: en Macédoine orientale, au Phalacron et au Pangeion; dans le Pinde sud, au Giona; dans le Péloponnèse, au Chelmos (= Aroania), au Panakhaikon, au Parnonas, à l'Oliourtos.

Dans cette dernière montagne, qui se situe immédiatement au sud du Kyllini et qui domine toute la dépression occupée par le lac Stymphale, on trouve une situation morpho-

logique comparable à celle du mont Oeta. On y trouve en effet une entrée de grotte où il semble qu'une rivière se soit autrefois engouffrée, tout comme au Katavothra sur l'Oeta. Mais ici le plateau, vers 1500 – 1600 m d'altitude, est occupé par un karst constitué de nombreuses dolines confluentes ou adjacentes. Malheureusement, il n'y a aucun point d'eau sur le plateau.

La survie du Triton alpestre dans des massifs montagneux dépourvus de points d'eau permanents comme c'est le cas en Grèce est liée à la réalisation de certains paramètres écologiques: (1) une eau suffisamment abondante; (2) une eau stagnante ou à écoulement très lent; (3) de l'eau froide; (4) éventuellement une végétation aquatique pour fixer la ponte. Ces conditions se réalisent assez facilement sur calcaire, alors qu'elles sont exceptionnelles sur serpentine.

On peut prendre comme exemple le cas du massif du Vardoussia, dont les crêtes calcaires responsables du relief reposent sur un substrat de serpentine, situation qui est en somme l'inverse de celle qui est réalisée sur le mont Oeta. Les conditions climatiques sont les mêmes, ces deux massifs étant proches l'un de l'autre.

Il y a dans les trois massifs qui constituent ce qu'on appelle le massif du Vardoussia (zones nord, sud et ouest), des suintements, mais ils ont tous un débit très faible ne permettant que la formation de pozzines de faible surface ou de petits ruisseaux. La quantité d'eau reste ici insuffisante.

Sur serpentine, l'érosion provoque la formation de ravinements à pente forte. La situation est donc totalement différente de celle du calcaire où des surfaces relativement planes seront dégagées qui permettront la formation de biotopes avec de l'eau stagnante. Ici, dans le massif du Vardoussia, toutes les eaux s'écoulent rapidement, situation non favorable au Triton alpestre. En un seul endroit, on rencontre des dolines, mais il n'y a pas d'eau (à Megakampos, à 2300 m d'altitude).

Les pozzines ne comportent pas de nappe d'eau libre, même de faible surface. Ces zones marécageuses légèrement alcalines sont entièrement couvertes de végétation. Dans les ravinements, le cours des ruisseaux est trop rapide pour qu'une végétation s'y installe.

Enfin, nulle part sur serpentine, on n'observera des phénomènes karstiques tels que pertes, résurgences d'eau très froide, cavités souterraines, grottes, etc.

A la lumière de ce qui précède, et toujours bien entendu à l'exception du site du Smolikas, on peut tenter de tracer un "portrait-robot" géomorphologique des biotopes susceptibles d'abriter des Tritons alpestres en Grèce, en espérant qu'il permettra de découvrir de nouvelles stations:

- massif calcaire, avec présence d'un karst d'altitude;

- de préférence, présence d'un haut plateau vers (1500) – 1600 – 1700 – (1800) mètres d'altitude;

- avec des mares ou des ruisseaux à cours subhorizontal;

- éventuellement présence de cavités souterraines;

- présence en contrebas d'une forêt de sapins (*Abies cephalonica*).

Un massif qui présente un mélange se serpentine et de calcaire peut éventuellement convenir. C'est le cas lorsque les deux assises affleurent en des endroits bien différents, ce

qui est réalisé au Veluchi par exemple, ou bien lorsque des affleurements de serpentine apparaissent au-dessus des affleurements de calcaire, ce qui est réalisé localement dans le massif de l'Oeta. En revanche, la situation inverse où les crêtes de calcaires dominent un socle de serpentine ne réalise pas les conditions favorables au Triton alpestre. Nous venons de le montrer pour le mont Veluchi. Ce serait également le cas pour le mont Ossa par exemple.

5. Les glaciations quaternaires en Grèce

On s'accorde à reconnaître deux glaciations quaternaires en Grèce, et en général dans les Balkans. Maull (1921) présumait qu'il s'agissait des glaciations du Riss et du Würm, opinion qui sera colportée par la suite de manière plus affirmative (par exemple Négris, 1922). De même, on colporte l'idée que la glaciation du Riss (ou présumée telle!) n'aurait pas eu en région méditerranéenne l'importance qu'elle aurait eue en Europe centrale.

Messerli (1967 : 153) s'est montré beaucoup plus prudent puisqu'il reconnaît dans l'Olympe de Thessalie une glaciation datant du Würm et une autre plus ancienne.

Maull (1921) avait constaté la différence de l'englaciation entre le versant oriental et le versant occidental du Pinde et il l'avait attribué à un hypothétique continent égéen, effondré tout récemment, qui aurait provoqué un effet de continentalisation climatique sur le versant oriental. Messerli (1967) a montré que ces différences s'expliquaient par de simples différences mésoclimatiques, parfois de grande amplitude puisque le décalage peut atteindre 1400 m, tout en reconnaissant que des ponts intercontinentaux pouvaient avoir eu une influence limitée (1967 : 153, 160, 171, 208, 217).

Cvijić (1917), Brunn (1956) et Waltham (1978) considèrent que les moraines observées vers 1200 m d'altitude seraient à rapporter à la glaciation du Riss, tandis que celles que l'on trouve généralement vers 1800 m d'altitude seraient liées au retrait würmien. Les Dracolimni, celui de Smolikas et celui du Timfi, n'auraient été formés qu'il y a 12 000 ans et dateraient du Würm.

On sait également que tous les sites occupés par le Triton alpestre étaient englacés au Würm : voir Maull (1921) pour le Kyllini et le Parnasse, Mistardis (1937) pour le Kyllini, Klebelsberg (1932, 1949) (cité par Messerli, 1967) pour le Veluchi, le Parnasse, le Peristeri de Metsovon, Mistardis (1952 ; cité par Messerli, 1967) pour l'Oeta. Si l'on n'a pas d'information pour le Kerkétio, on en a pour deux montagnes proches: le Tsoumerka et le Kakarditsa, également englacés (Sestini, 1933 ; Oswald, 1938 ; cités par Messerli, 1967).

Les données glaciologiques sont donc compatibles avec nos conclusions tirées de la morphologie. Avec l'amélioration climatique post-würmienne, les Tritons alpestres ont gagné les milieux d'altitude qui se libéraient des neiges. La fonte des glaciers a libéré beaucoup d'eau, ce qui est un facteur facilitant d'une part les déplacements passifs d'individus, d'autre part la formation de points d'eau assurant la reproduction des Tritons.

Une telle situation s'observe actuellement à Gletsch, au pied du glacier du Rhône (Suisse), où les points d'eau sont nombreux. Ainsi dans une mare située à 50 m en aval de la borne de retrait 1818, nous avons noté la présence de *Rana temporaria* et d'un mâle de *T. alpestris* de 74 mm. Dans les points d'eau plus récents, seule *Rana temporaria* a été rencontrée.

La situation actuelle des Tritons alpestres sur les hauteurs des massifs séparées par de profondes vallées et par un climat hostile est un obstacle à tout échange génétique. Cependant la morphologie et la coloration de ces animaux témoignent d'une communauté d'origine – à l'exception toujours de ceux du Smolikas qui sont particuliers – vraisemblablement différente de celle des populations du sud de la Yougoslavie et du nord de l'Albanie qui possèdent des caractères communs non retrouvés dans les populations grecques.

6. LES DONNÉES PALYNOLOGIQUES

Les diagrammes palynologiques dont nous disposons pour la Grèce nous apportent en général peu d'informations utiles car

- la plupart ne couvrent qu'une période très récente, et

- beaucoup ne visent qu'à établir des corrélations avec des phases d'occupation humaine, ou bien avec la végétation actuelle.

Un seul diagramme est directement en rapport avec l'un des sites occupés par le Triton alpestre, celui de Pertouli (ATHANASIADIS, 1975). Il s'agit d'un diagramme récent mis en rapport avec les premières occupations humaines de la région.

Le document le plus intéressant est sans doute le sondage profond réalisé dans le bassin de la Drama, à Tenaghi Philipon, mais dans un site de plaine (altitude 40 m!). Il démontre l'existence de 10 phases glaciaires au Würm séparées par 9 interstadiaires dont certains ont pu être synchronisés avec ceux d'Europe occidentale (WIJMSTRA, 1969).

L'existence de la glaciation du Riss est également bien établie dans ce même sondage (WIJMSTRA & SMIT, 1976) et par le sondage de Klimaditis IV (BOTTEMA, 1974), mais les documents palynologiques ne permettent pas de se prononcer sur son ampleur et son intensité.

Ce qui est certain, c'est l'étalement chronologique des glaciations würmiennes : de 40 000 à 17 000 B. P. selon MESSERLI (1967 : 213) pour les zones fortement englacées, mais de 70 000 à 13 500 B. P. pour l'ensemble du Würm (WIJMSTRA, 1969).

L'abaissement de la ligne des neiges lors du Würm a certainement été suffisant (MESSERLI, 1967) pour permettre la réalisation d'une aire continue du Triton alpestre en Grèce.

7. LES PROBLÈMES POSÉS PAR LA PRÉSENCE DU TRITON ALPESTRE DANS LE PÉLOPONNÈSE

La présence d'un taxon d'origine médio-européenne dans le Péloponnèse constitue évidemment un fait biogéographique remarquable. En effet, le golfe de Corinthe, graben profond, constitue un obstacle physiographique pour beaucoup d'espèces qui peuvent même être très répandues en Grèce continentale mais qui manquent totalement dans le Péloponnèse comme c'est le cas pour *Bombina variegata*. Inversement, diverses espèces insulaires moréennes n'ont pas réussi à atteindre la Grèce continentale malgré la présence de l'isthme de Corinthe (voir les cartes dans ARNOLD & BURTON, 1978). Cependant, il est toujours possible d'envisager la possibilité d'une introduction mais une telle hypothèse paraît en fait peu probable.

L'histoire géologique du golfe de Corinthe est-elle en mesure de nous apporter des informations permettant d'estimer à quelle époque cette espèce a pu atteindre le nord-est du Péloponnèse?

Les informations géologiques et géomorphologiques auxquelles le biologiste doit se référer restent malheureusement entachées de nombreuses incertitudes. Ainsi, les termes stratigraphiques eux-mêmes sont utilisés dans des acceptions étonnamment diverses (voir en particulier KÉRAUDREN, 1970 : 71, 1975). Pour certaines périodes, qui pourraient avoir précisément joué un rôle essentiel dans l'histoire du Triton alpestre hellénique, on ne dispose d'aucune information sûre pour la zone du golfe de Corinthe; c'est le cas du Sicilien-Milazien. Le raccord des terrasses fluviatiles avec les faciès marins n'est pas établi complètement dans ce secteur. Il faut considérer comme pure hypothèse de travail les idées avancées quant à l'époque des surrections tectoniques qui ont bouleversé la physionomie de la bordure septentrionale du Péloponnèse. L'ampleur des transgressions et des régressions est simplement estimée. Même la nature réelle de l'isthme de Corinthe fait l'objet de controverses: horst pour certains (GARAGUNIS, 1967), pont continental pour d'autres (VON FREYBERG, 1952). Il est évidemment impossible devant tant d'incertitudes et de conjectures de tirer des conclusions définitives.

L'histoire géologique du Péloponnèse, et en particulier de sa bordure septentrionale, peut se résumer comme suit.

Le Péloponnèse, soudé à la partie méridionale de la Grèce continentale, faisait partie, à l'Oligocène, d'un continent égéen qui comportait aussi la Crète. C'est de cette époque que datent les principaux plissements qui vont modeler le Péloponnèse (PHILIPPSON, 1892). Au Miocène inférieur et moyen, le bloc égéen proprement dit s'isole mais le Péloponnèse et la Grèce méridionale restent soudés formant l' "Egéide Sud", séparé alors de l'"Egéide Nord". Au Miocène supérieur, la soudure se fait en un seul bloc balkanique (FURON, 1941, 1950; DA PASA, 1953).

A la fin du Miocène, il y a 6 millions d'années, l'assèchement de la Méditerranée transforme l'Egéide Sud en désert. Elle reste réduite à des lagunes au début du Pliocène. Le graben du golfe de Corinthe se forme au Pliocène inférieur et une transgression (mer plaisancienne) se réalise, le Péloponnèse n'étant plus alors attaché à la Grèce continentale qu'au nord-est. Le retrait de la mer plaisancienne se réalise au Pliocène supérieur, conduisant à la formation d'un lac dans le golfe de Corinthe (GILLET, 1938, 1963). Les plissements vallaques, qui correspondent à l'alpin récent, relient une nouvelle fois le Péloponnèse à la Grèce vers la fin du Pliocène, début du Quaternaire (GARAGUNIS, 1967).

Après cette phase, le Graben s'enfonce, ce qui se traduira par des dépôts de nouvelles couches marines (TRIKKALINOS, 1954).

Une nouvelle soudure s'établit lors de la régression calabrienne donc il y a plus d'un million d'années. Des dépôts de Mollusques d'eau saumâtre sont notés (DEPÉRET, 1913 ; KÉRAUDREN, 1975).

Une nouvelle transgression se produit au Milazien (le terme étant considéré comme synchrone de l'interglaciaire Mindel-Riss), qui avait déjà commencé au Sicilien. La régression du Riss n'est qu'une pure conjecture (KÉRAUDREN, 1975), un postulat théorique si l'on veut!

La transgression tyrrhénienne amènera le dépôt des couches à *Strombus*. Au lieu d'un seul dépôt d'âge "tyrrhénien", SCHRÖDER (1975) considère que l'on peut distinguer au moins trois niveaux distincts: tchaudien, paléotyrrhénien (au sens de l'interglaciaire Mindel-Riss, donc du Milazien de divers auteurs), et tyrrhénien *sensu stricto*. Les niveaux supérieurs ont aussi été datés du Pléistocène supérieur (DUFAURE et al., 1975 ; BOUSQUET et al., 1977).

Des mouvements tectoniques se produisent qui vont provoquer la spectaculaire surrection du nord-est du Péloponnèse. Leur ampleur fut considérable, atteignant 1000 à 1800 mètres dans la zone du Mavron Oros qui est juste au nord du massif du Kyllini (DEPÉRET, 1913 ; BOUSQUET et al., 1977).

Cette surrection que DEPÉRET (1913) avait globalement datée du Tyrrhénien a été considérée comme datant plus précisément de l'interglaciaire Riss-Würm (GARAGUNIS, 1967 ; DUFAURE, 1965), tandis que d'autres considèrent simplement que la déformation est post-calabrienne, qu'elle fut de l'ordre du millimètre par an en moyenne et que les rejeux furent multiples, certains remontant au Quaternaire ancien, d'autres aux glaciations de Mindel, du Riss et du Würm et enfin que la date incertaine de déformation des niveaux côtiers se situerait dans le Quaternaire moyen, des niveaux attribués au Milazien ayant été retrouvés intacts (BOUSQUET et al., 1977 : 691 – 692).

Le Péloponnèse restera isolé après le Tyrrhénien, bien qu'au cours des glaciations würmiennes l'abaissement du niveau de la mer ait été estimé à 100 mètres (KÉRAUDREN, 1975 : 1118). Les coupes bathymétriques dans la partie la plus orientale du golfe de Corinthe, qui est la moins profonde (GARAGUNIS, 1967 : fig. 6, p. 171), montrent que c'est un abaissement de l'ordre de 300 mètres qui aurait dû se produire ici pour rétablir un contact entre le nord-est du Péloponnèse et la Grèce continentale... à moins que le graben médian ne se soit encore enfoncé depuis? La remontée des eaux se produit au Versilien, qui nous paraît synchrone du Flandrien.

Le passage du Triton alpestre par l'isthme de Corinthe ne constitue donc pas le seul itinéraire possible. Un passage direct Parnasse - Kyllini n'est pas à exclure dans cette partie du golfe, qui est la moins profonde, où des dépôts de Mollusques lacustres ont été signalés après le retrait de la mer plaisancienne et où la régression würmienne a pu atteindre 100 mètres. Malheureusement, il faut convenir que les informations dont on dispose actuellement ne permettent pas de préciser davantage à quel moment cette irradiation a pu se réaliser.

On peut cependant faire remarquer que toutes les informations précédentes sont compatibles avec l'hypothèse d'une mise en place qui se serait faite à la faveur de l'abaissement des étages de végétation lié à la première glaciation qui a affecté la Grèce, d'âge rissien pour certains, d'âge indéterminé pour d'autres.

8. CONCLUSIONS

(1) L'étude morphologique des 8 populations actuellement connues du Triton alpestre hellénique (BREUIL & PARENT, 1988) nous conduit à penser qu'il faut provisoirement les considérer comme relevant d'une même entité taxonomique : *Triturus alpestris veluchiensis* Wolterstorff, 1935. Les diagnoses publiées par WOLTERSTORFF (1935a et b), FREYTAG ou DELY (1959) doivent être quelque peu nuancées.

La présence dans le nord de la Grèce de la race nominative du Triton apestre, signalée par ONDRIAS (1968 : 112), n'a pu être confirmée. Il semble que compte tenu de la disjonction apparente d'aire entre le Timfi et le Veluchi, ONDRIAS ait rattaché sur des bases cartographiques les Tritons du Timfi à *T. a. alpestris* et ceux du Veluchi et du Parnasse à *T. a. veluchiensis*.

L'étiquetage des Tritons alpestres à l'université de Patras fut fait semble-t-il en ce sens.

(2) Les aires de *T. a. alpestris* et de *T. a. veluchiensis* ne sont pas continues. Dans l'état actuel de nos connaissances, la disjonction entre les deux aires est de 170 km. Les cartes de l'aire globale du Triton alpestre devront être corrigées (par exemple : ARNOLD & BURTON, 1978 ; DELY, 1960 ; LANZA, 1965 ; THORN, 1969).

(3) Les huit populations du Triton alpestre hellénique constituent des isolats, parfois confinés à un seul point d'eau. Les distances à vol d'oiseau qui séparent les huit stations sont les suivantes : Smolikas-Timfi, 14 km ; Timfi-Zygos, 53 km ; Zygos-Pertouli, 35 km ; Pertouli-Veluchi, 70 km ; Veluchi-Oeta, 45 – 50 km ; Oeta-Parnasse, 45 – 50 km; Parnasse-Kyllini, 70 km.

L'homogénéité morphologique des populations, à l'exception de celle du Smolikas, et le fait que certains biotopes actuellement occupés auraient été formés lors des glaciations würmiennes, plaident en faveur d'une colonisation récente de ces sites.

(4) La répartition linéaire le long de l'axe du Pinde est compatible avec l'hypothèse d'une aire ancienne continue qui aurait occupé l'étage montagnard inférieur, d'où la colonisation des sites actuels se serait réalisée.

La colonisation du Péloponnèse, apparemment uniquement dans sa partie nord-est, n'a pas nécessairement été effectuée par l'isthme de Corinthe, un "pont" nord-sud à travers la partie orientale du golfe ayant pu être emprunté lors d'une régression. Les données géologiques dont on dispose restent trop incertaines pour confirmer actuellement cette hypothèse (cf. § 7).

(5) La relation remarquable qui existe entre sept des huit populations et des massifs calcaires marqués par une morphologie karstique a été considérée comme un fait significatif : la géomorphologie a créé des biotopes qui ont pu assurer la survie du Triton alpestre hellénique (cf. § 4).

Le portrait-robot que nous avons donné des constantes géomorphologiques associées aux stations du Triton alpestre hellénique est destiné à orienter de nouvelles prospections, parmi lesquelles il faut retenir également celles des sites souterrains. Nous pensons en effet que ce Triton pourrait être trogloxène.

(6) La population du Smolikas est particulière, d'abord parce qu'elle se trouve sur serpentine et non sur calcaire, ensuite par sa morphologie particulière et son taux élevé de néoténie.

(7) Plusieurs arguments plaident en faveur d'une mise en place ancienne de l'aire hellénique originelle :

- la différenciation morphologique par rapport à la sous-espèce type ;
- la disjonction d'aire par rapport à celle-ci ;
- le fait que le Péloponnèse ait pu être atteint ;
- la perte du pouvoir de colonisation.

Malheureusement les données glaciologiques (cf. § 5), palynologiques (cf. § 6) et les informations géologiques relatives au fossé tectonique du golfe de Corinthe (cf. § 7) sont actuellement insuffisantes pour permettre d'assigner une date précise à cette irradiation.

(8) Plusieurs autres questions restent actuellement sans réponses, en particulier celles qui concernent la biologie du Triton alpestre hellénique considérée des points de vue écologique et éthologique (cf. § 3).

L'une des recherches qui devra être organisée prioritairement consistera à rechercher à l'aide de techniques sérologiques (et éventuellement génétiques) les relations de parenté qui existent probablement avec les autres Tritons alpestres du bassin méditerranéen (au sens large): *Triturus alpestris apuanus*, *T. a. inexpectatus*, *T. a. cyreni*. L'opinion que le Triton alpestre hellénique et certaines de ces sous-espèces pourraient représenter les vestiges d'un taxon ancien, souche de *T. a. alpestris*, peut être avancée comme hypothèse de travail.

(9) La survie du Triton alpestre hellénique dépendra des mesures de préservation qui seront donc adoptées pour chacune des huit populations actuellement connues. Les mesures préconisées par DUBOIS (1983) pour sauver le Triton alpestre de Calabre sont toutes d'application ici.

Les effectifs apparemment très limités de certaines colonies doivent interdire tout prélèvement. C'est le cas en particulier du Kyllini et probablement du Parnasse, où il faudrait s'efforcer de retrouver l'animal.

Une politique interventionniste qui songerait à créer des habitats de substitution pour certaines de ces colonies est à proscrire, car la perte du pouvoir compétitif et l'absence apparente d'erratisme donnent à penser qu'elle serait vouée à l'echec. Ce sont les sites mêmes où les Tritons existent actuellement qui devraient être, tous, et intégralement, protégés.

Tous ces sites présentent d'ailleurs en même temps un intérêt botanique, zoologique, géomorphologique et géologique (et esthétique) exceptionnel.

Une protection théorique des sites, telle qu'elle est appliquée par exemple dans le cas de l'Oeta et surtout du Parnasse, et du Timfi, avec tous les abus scandaleux liés à une gestion inexistante, doit être condamnée sans appel.

L'enregistrement de ce taxon au livre rouge européen des espèces menacées doit évidemment être fait. Il serait illusoire de croire qu'elle serait utile si elle n'était pas complétée par des mesures strictes et ponctuelles de préservation des sites concernés.

Notons pour terminer que tout alevinage en Salmonidae, comme en autres poissons, est à proscrire formellement. Cette pratique serait particulièrement à redouter dans les deux lacs du Dragon (Dracolimni du Timfi et du Smolikas). Signalons à ce propos que nous avons trouvé en 1980 une canne à pêche télescopique à 200 mètres du Dracolimni du Timfi, qui témoigne de l'idée que se font certaines personnes que chaque lac est nécessairement un réservoir à Truites!

Les Tritons ont déjà payé un lourd tribut aux Truites, en particulier le Triton alpestre: *T. a. piperianus* et *T. a. serdarus* (mis en synonymie avec la forme nominative par BREUIL & GUILLAUME, 1985) ont disparu de leur localité-type par suite de la pratique de l'alevinage!

Ces deux exemples ne sont malheureusement pas uniques mais ils reflètent une situation existant dans toute l'Europe. On se reportera au travail de BREUIL (1985) qui dresse un bilan de la destruction des populations du Triton alpestre par des "non-sens" écologiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier les personnes suivantes pour leur aide: MM Alain Dubois, Jean-Jacques Morère, Jean-Paul Risch et un lecteur anonyme pour les remarques qui ont contribué à l'amélioration de ces deux articles, Mme Jacqueline Parent qui a traduit l'article de Smirina & Sofianidou (1985) du russe, M. Georges Sfikas pour les divers renseignements qu'il nous a communiqués sur les montagnes de Grèce et Mlle Dominique Payen pour la réalisation des figures de la seconde partie de ce travail.

Résumé

Toutes les populations du Triton alpestre hellénique sont rapportées à *Triturus alpestris veluchiensis* Wolsterstorff, 1935.

Un néotype est choisi parmi la population du mont Veluchi.

La population du Smolikas devrait peut-être recevoir un statut taxonomique particulier. En effet, elle présente une typologie quelque peu différente et elle comporte une proportion importante d'individus pédogénétiques.

La présence en Grèce de *Triturus alpestris alpestris* n'est donc pas établie actuellement.

Entre la station la plus méridionale de *T. a. alpestris* que nous connaissons actuellement en Macédoine yougoslave (Massif du Mavrovo) et la station la plus septentrionale de *T. a. veluchiensis* existe une disjonction d'aire d'environ 170 km à vol d'oiseau.

A l'exception de la station du Smolikas, toutes les autres colonies se trouvent dans des massifs calcaires caractérisés par une morphologie karstique. Il est montré que l'évolution géomorphologique a créé les biotopes nécessaires à la survie du Triton alpestre hellénique et que ce dernier pourrait être une espèce trogloxène.

La colonisation des biotopes occupés actuellement par le Triton alpestre hellénique est récente et vraisemblablement post-würmienne, mais l'aire continue initiale, située à basse altitude, résulte par contre d'une mise en place ancienne, qui a pu se réaliser à l'étage montagnard inférieur, le long de l'axe du Pinde.

L'examen des informations disponibles, du point de vue glaciologique et palynologique en général, et du point de vue géomorphologique, pour le problème posé par la présence du Triton alpestre hellénique dans le Péloponnèse, ne permettent pas d'assigner une date précise à cette colonisation.

Les huit stations actuellement connues constituent des territoires refuges pour un taxon considéré comme relictuel. La survie de cette sous-espèce dépendra des mesures de protection adoptées pour chacune des stations décrites.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARNOLD, E. N. & BURTON, J. A., 1978. – *Tous les Reptiles et Amphibiens d'Europe en couleurs*. Paris-Bruxelles, Elsevier Séquoia : 1-271, pl. 1-40.

ARNTZEN, J. W., 1978. – Some hypotheses on postglacial migrations of the fire-bellied toad, *Bombina bombina* (Linnaeus) and the yellow-bellied toad, *Bombina variegata* (Linnaeus). *J. Biogeogr.*, 5 : 339-345.

ATHANASIADIS, N., 1975. – Zur postglazialen Vegetationentwicklung von Lithochoro Katerinis und Pertouli Trikalon (Griechenland). *Flora*, **164** : 99-132.

BABALONAS, D., 1984. – *Armeria maritima* subsp. *smolikiana*, ein neues Taxon aus NW-Griechenland. *Willdenowia*, **14** : 61-64.

BISCHOFF, W., 1971. – Über das Schicksal einer wissenschaftlichen Sammlung. *Aquar. Terrar.*, **18**: 50-51.

----- 1977. – Designation und Kennzeichnung des Lectotypus für *Triturus vulgaris schreiberi* (Wolterstorff, 1914) (Caudata, Salamandridae). *Bonn. zool. Beitr.*, **28** : 117-121.

BOETTGER, O., 1888. – Verzeichniss der von Hrn. E. von Oertzen aus Griechenland und aus Kleinasien mitgebrachten Batrachien und Reptilien. *Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, Phys. Math.*, **1888** : 139-186

BOETTGER, O. & PECHUEL-LOESCHE, E., 1892. – *Die Kriechtiere und Lurche. Brehms Tierleben*. Leipzig und Wien, Bibl. Anst. : i-xiv + 1-821.

BOLKAY, S., 1919. – Additions to the herpetology of the western Balkanic Peninsula. *Zemaljski Musej. u Bosni i Hercegovini-Glasnik*, **31** : 1-38.

BOTTEMA, S., 1974. – *Late quaternary vegetation history of North-Western Greece*. Thèse, Groningen : 1-90.

BOUSQUET, B., DUFAURE, J.-J. & PÉCHOUX, P.-Y., 1977. – Le rôle de la géomorphologie dans l'évaluation des déformations néotectoniques en Grèce. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **19** : 685-693.

BREUIL, M., 1985. – *Etude des mesures possibles pour assurer la protection des biotopes de Triton alpestre* (Triturus alpestris) *de la zone centrale et de la zone périphérique du Parc National des Ecrins*. Rapport du marché d'études 69/84: i-iii + 1-31, 1 pl. h. t.

----- 1986. – *Biologie et différenciation génétique des populations du Triton alpestre* (Triturus alpestris) (*Amphibia Caudata*) *dans le sud-est de la France et en Italie*. Thèse de 3[e] cycle de Génétique quantitative et appliquée, Université Paris XI, Orsay : i-xiii + 1-192.

BREUIL, M. & GUILLAUME, C.-P., 1985. – Etude de quelques populations de Tritons alpestres néoténiques (*Triturus alpestris*) (Amphibia Caudata Salamandridae) du sud de la Yougoslavie. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 1984, **109** : 377-389.

BREUIL, M., GUILLAUME, C.-P., THIREAU, M. & BAS-LOPEZ, S., 1984. – Essai de caractérisation des populations de Tritons alpestres ibériques, *Triturus alpestris cyreni* Wolterstorff, 1932 (Caudata Salamandridae). Données historiques, électrophorétiques et écologiques. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **53** : 199-212.

BREUIL, M. & PARENT, G. H., 1988. – Essai de caractérisation des populations de Triton alpestre hellénique. I. Historique et présentation de nouvelles localités d'observation. *Alytes*, 1987, **6** : 131-151.

BREUIL, M. & THUOT, M., 1983. – Ethoecology of neotenic Alpine Newt *Triturus alpestris montenegrinus* Radovanović, 1951 in lake Bukumir (Montenegro, Yugoslavia) : examination of lake communities features and proposal for an ecological determination for neoteny. *Glas. Republ Zavoda Zast. Prirode. Prirodnjackog Museja Titograd*, **16** : 85-96.

BRUNN, J. H., 1956. – Contribution à l'étude géologique du Pinde septentrional et d'une partie de la Macédoine occidentale. *Ann. Géol. Pays Helléniques*, **7** : i-xvii + 1-358, 20 pl. h. t., 1 carte h. t..

BURESCH, I. & ZONKOV, J., 1941. – Untersuchungen über die Verbreitung der Reptilien und Amphibien in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. III. Teil: Schwanzlurche (Amphibia, Caudata). *Mitt. Kgl. Naturw. Inst. Sofia*, Bulgarien, **14** : 177-237.

CVIJIĆ, J., 1919. – L'époque glaciaire dans la péninsule Balkanique. *Ann. Géographie*, **26** : 189-218, 273-290.

DELY, O. G., 1959. – Examen du Triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti) spécialement en vue des populations de Hongrie et des Carpathes. *Acta Zool. Acad. Sci. Hungarica*, **5** : 255-315.

----- 1960. – Examen biométrique, éthologique et oecologique du Triton alpestre (*Triturus alpestris* Laurenti) des populations du bassin des Carpathes. *Acta Zool Acad. Sci. Hungarica*, **6** : 57-102.
DEPÉRET, C., 1913. – Observations sur l'histoire géologique pliocène et quaternaire du golfe et de l'isthme de Corinthe. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **156** : 427-431, 659-663, 1048-1052.
DUBOIS, A., 1983. – Le Triton alpestre de Calabre: une forme rare et menacée d'extinction. *Alytes*, **2** · 55-62.
DUBOIS, A. & BREUIL, M., 1983. – Découverte de *Triturus alpestris* (Laurenti, 1768) en Calabre (Sud de l'Italie). *Alytes*, **2** : 9-18.
DUFAURE, J.-J., 1965. – Problèmes de néotectonique dans le Péloponnèse. *Revue Géogr. phys. et Géol. dynamique*, (2), **7** : 235-252.
DUFAURE, J.-J., KÉRAUDREN, B. & SÉBRIER, M., 1975 – Les terrasses de Corinthie (Grèce): chronologie et déformations. *C. R. Acad. Sci. Paris*, (D), **281** : 1943-1945.
ERNST, F., 1952. – Biometrische Untersuchungen an schweizerischen Populationen von *Triton alp. alpestris* (Laur.). *Revue Suisse Zool.*, **59** : 399-476.
FEJÉRVÁRY, G. J. VON, 1922. – The Batrachians and Reptiles collected by Mr. E. Csiki in the Northern Parts of Central Albania and in Servia. *Magy. Tud. Akad., Balkan. Köt. Tud Eredm.*, **1** : 7-64, pl. II-III.
FREYBERG, B. VON, 1952. – Der Bau des Isthmus von Korinth. Mit einem Anhang über die Grundwasser-Verhältnisse. *Ann. Géol. Pays Helléniques*. (1), **4**: 157-188, pl. XII-XVI.
FREYTAG, G., 1935. – Die Unterarten des *Triturus alpestris* Laur. *Blätt. Aquar. Terrarienk. Stuttgart*, **46** : 270-275.
----- 1948 a – Willy Wolterstorff. *Abh. Ber. Mus. Naturk. Vorgesch. Magdeburg*, **8** : 7-10.
----- 1948 b. – Über die Aufgaben einer neuen Dr.-Wolterstorff-Sammlung. *Abh. Ber. Mus Naturk. Vorgesch. Magdeburg*, **8** : 15-18.
----- 1969. – Communication personnelle (lettre à PARENT du 10 mai 1969).
FURON, R., 1941. – *La Paléogéographie. Essai sur l'évolution des continents et des océans*. Paris, Payot, Bibliothèque scientifique : 1-530, 16 cartes h. t.
----- 1950. – Les grandes lignes de la Paléogéographie de la Méditerranée (Tertiaire et Quaternaire). *Vie et Milieu*, **1** : 131-162. (Actualités Sci. et Industr. Hermann, Paris, n° 1115).
GARCIA-PARIS, M. & MARTIN, C., 1986. – Amphibians of the Sierra del Guadarrama (1800-2430 m altitude). In : Z. ROČEK (ed.), *Studies in Herpetology*, Prague, Charles University Press : 135-138.
GARAGUNIS, K., 1967. – Geologie und Tektonic im Bereich des Kanals und der Umgebung von Korinth. *Ann. Géol. Pays Helléniques*, **18** : 147-192, pl. XXVI-XXXV.
GILLET, S., 1938. – Sur la présence d'éléments caspiques dans la faune quaternaire de Corinthe. *C. R. Somm. Soc. Géol. Fr.*, **1938** : 163-164.
----- 1963. – Nouvelles données sur le gisement Villafranchien de Néa-Corinthos. *Praktikatis Academias Athinon*, **38** : 400-419, pl. I-III.
GOFFIN, D. & PARENT, G. H., 1982. – Contribution à la connaissance du peuplement herpétologique de Belgique. Note 6. Les Amphibiens observés occasionnellement sous terre en Belgique. *Naturalistes belges*, **63** : 31-37.
HARTVIG, P., 1979 a. – *Cerastium smolikanum* Hartvig, sp. nov. and *C. vourinse* from N. Greece. *Botan. Notiser*, **132** : 359-361.
----- 1979 b. – *Veronica bornmuelleri* (Scrophulariaceae) new to Europe. *Botan. Notiser*, **132** : 367-369.
JONUZI, Ç. (ed.), 1958. – *Guide d'Albanie*. Tirana, Editions "Albturist" : 1-327.
KÉRAUDREN, B., 1970-1971. – Les formations quaternaires marines de la Grèce. *Bull. Musée Anthropol. Préhist. Monaco*, **16** (1970) : 1-148, pl. I-VIII ; **17**(1971) : 87-169, pl. IX-XV.
----- 1975. – Essai de stratigraphie et de paléogéographie du Plio-pléistocène égéen. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (7), **17** : 1110-1120.
KOPSTEIN, F. & WETTSTEIN, O., 1920. – Reptilien und Amphibien aus Albanien. *Verhandl. K.-K. Zool. Botan. Gesellsch. Wien*, **70** : 387-457.
LANZA, B., 1965. – Il *Triturus alpestris* (Laurenti) e la *Rana temporaria* L. sull'Appennino. *Arch. bot. geogr. ital.*, (4), **10** : 261-272.
MAULL, O., 1921. – Beiträge zur Morphologie des Peloponnes und des Südlichen Mittelgriechenlands. *A. Penks-Geogr. Abhandl.*, **10** : 1-20.
MERTENS, R. & MÜLLER, L., 1940. – Die Amphibien und Reptilien Europas. Zweite Liste, nach dem Stand von 1.1.1940. *Abh. Senck. Nat. Ges.*, **41** : 1-56.

MERTENS, R. & WERMUTH, H., 1960. – *Die Amphibien und Reptilien Europas. Dritte Liste, nach dem Stand von 1.1.1960.* Frankfurt am Main, Kramer, Senckenb. Buch 38 : i-xi + 1-164.

MESSERLI, B., 1967. – Die eiszeitliche und die gegenwärtige Vergletscherung im Mittelmeerraum. *Geogr. Helv.*, **22** : 105-228.

MISTARDIS, G., 1937. – Sur les traces de glaciation dans la partie montagneuse du nord du Péloponnèse. *Zeitschr. Gletscherk.*, **25** : 122-129.

NEGRIS, P., 1922. – Phases glaciaires en Grèce ; leurs relations avec le morcellement de l'Egeis. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **174** : 404-406.

ONDRIAS, J. C., 1968. – Liste des Amphibiens et Reptiles de Grèce. *Biol. Gallo-Hellenica*, **1** : 111-135.

PASA, A., DA, 1953. – Appunti geologici per la paleographia della Puglia. *Mem. Biogeogr. Adriat.*, **2** : 175-286.

PHILIPPSON, A., 1892. – *Der Peloponnes. Versuch einer Landeskunde auf geologischer Grundlage.* Nebst einer geologischen und einer topographisch-hypsometrischen Karte. Berlin : 1-642.

PHITOS, D., 1970. – Die Gattung *Aubrieta* in Griechenland. *Candollea*, **25**(1) : 69-87.

RADOVANOVIĆ, M., 1951. – A new race of the Alpine Newt from Yugoslavia. *Brit. J. Herpetol.*, **1** : 93-97.

----- 1961. – Neue Fundorte neotenischer Bergmolche in Jugoslavien. *Zool. Anz.*, **166** : 206-218.

ROČEK, Z., 1974. – Biometrical investigations of Central European populations of the Alpine Newt, *Triturus alpestris alpestris* (Laurenti, 1768) (Amphibia Caudata). *Acta Univ. Carol., Biol.*, **1972** : 295-373.

SCHRÖDER, B., 1975. – Bemerkungen zu marinen Terrassen des Quartärs im NE.-Peloponnes/Griechenland. *N. Jahrh. Geol. Paläont. Abhandl.*, **149** : 148-161.

SMIRINA, E. M. & SOFIANIDOU, T., 1985. – On life span of the neotenic and metamorphosed Alpine Newt (*Triturus alpestris*) from high mountains of Greece. *Zool. J.*, **64** : 311-315.

STEINER, H., 1950. – Die Differenzierung der paläarktische Salamandrinen während des Pleistozäns. *Revue Suisse Zool.*, **57** : 590-603.

STEWARD, J. W., 1969. – *The Tailed Amphibians of Europe.* Newton Abbot Devon, David & Charles : 1-180, pl. I-XVII.

STRID, A., 1986. – *Mountain Flora of Greece.* Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press, vol. 1 : i-xxx + 1-822, pl. I-L.

THORN, R., 1969. – *Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord.* Paris, Lechevalier : i-iv + 5-376, cartes 1-11, pl. I-XVI.

TRIKKALINOS, J. K., 1954. – Beiträge zur Erforschung des Tektonischen Baus Griechenlands. Ueber die Einwirkung von Orogenen und epirogenen Bewegungen im Peloponnes und deren morphogenetische Bedeutung. *Ann. Géol. Pays Helléniques*, **6** : 1-22.

TUTTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGES, N. A., MOORE, D. M (vol. 2 & ss.), VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M., WEBB, D. A. & collab., 1964, 1968, 1972, 1976, 1980. – *Flora Europaea.* Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press, 5 vol. in-4° : I : i-xxxiii + 1-464, 5 cartes ; II : i-xxiv + 1-455, 5 cartes ; III : i-xxxi + 1-370, 5 cartes ; IV : i-xxxi + 1-505, 5 cartes ; V : i-xxxvi + 1-452, 5 cartes.

WALTHAM, A. C., 1978. – The karst of the surroundings of Ioannina. *Jour. Brit. Cave. Res. Ass.*, **5** : 1-12.

WERNER, F., 1938. – Die Amphibien und Reptilien Griechenlands. *Zoologica, Stuttgart*, (35), **94** : 1-17, pl. I-XVIII.

WIJMSTRA, T. A., 1969. – Palynology of the 30 meters of a 120 m deep section in Northern Greece. *Acta Bot. Neerl.*, **18** : 511-527.

WIJMSTRA, T. A. & SMIT, A., 1976. – Palynology of the middle part (30-78 m) of the 120 m deep section in Northern Greece (Macedonia). *Acta Bot. Neerl.*, **25** : 297-312.

WOLTERSTORFF, W., 1914. – Zwei neue Tritonenformen der paläarktische Region. *Abh. Ber. Mus. Naturk. Heimtk. Magdeburg*, **2** : 371-381.

----- 1934. – *Triturus alpestris*, nov. form. (?) von Veluchi Gebirge, Griechenland. *Blätt. Aquar. Terrarienk.*, **45** : 253.

----- 1935 a. – Eine neue Unterart des Bergmolches *Triturus alpestris graeca*, aus Griechenland. *Blätt. Aquar. Terrarienk.*, **46** : 127-129.

----- 1935 b. – Rectificatif. *Blätt. Aquar. Terrarienk.*, **46** : 164.

----- 1939. – Über zwei interessante Individuen von *Triturus alpestris veluchiensis*. *Wochenschr. Aquar. Terrarienk.*, **27** : 423.

WOLTERSTORFF, W. & RADOVANOVIĆ, M., 1938. – *Triturus alpestris reiseri* Wern. und *Triturus alpestris alpestris* (*typica*) Laur. vergesellschaftet im Prokosko See. *Zool. Anz.*, **122** : 23-30.